动 物 学 研 究 2001，Dec. 22 (6)：449～453 CN 53－1040/Q ISSN 0254－5853
Zoological Research

雄性麋鹿的吼叫行为、序位等级与成功繁殖

李春旺 蒋志刚[①] 曾 岩
(中国科学院动物研究所 北京 100080)

摘要：为探讨雄性麋鹿（*Elaphurus davidianus*）的吼叫行为与序位等级的关系，以及这种关系在成功繁殖中的作用。2000年7～8月，在北京麋鹿苑选定12头成体雄鹿，用目标取样法观察记录每头鹿的吼叫、圈群和交配行为的发生频次。用有效比值［被雌鹿接受的频次/雄鹿圈群（或交配）的总频次］来衡量雄鹿圈群行为（或交配行为）的有效性。依据雄鹿在发情期的表现状态，把雄鹿归为3类：占有雌鹿群的“群主”（4头）、未占有雌鹿群而挑战“群主”的“挑战者”（5头）和远离繁殖群的“单身汉”（3头）。不同序位等级雄鹿的吼叫频次、圈群（或交配）行为频次、圈群行为（或交配行为）的有效值存在显著差异（$P<0.05$）。对吼叫行为的分析表明：“群主”的吼叫频次最高，“单身汉”吼叫频次最低。“群主”的有效值最高，“单身汉”的有效值最低。据此认为雄性麋鹿的吼叫行为与其序位等级密切相关，而序位等级又决定了雄鹿参与繁殖的机会。此外，还记录到占群雄鹿的警戒吼叫，这是对 Wemmer *et al*.（1983）警戒吼叫行为仅见于雌鹿的观察结果的补充。

关键词：麋鹿；吼叫行为；序位等级；成功繁殖
中图分类号：Q959.842，Q958.1 **文献标识码**：A **文章编号**：0254－5853(2001)06－0449－05

听觉通讯普遍存在于鸟类和哺乳类，鸣叫是其通过听觉通讯传播信息的一种行为。对鹿类动物的研究表明，雄鹿的吼叫(bellowing)与发情期有关，如黇鹿(*Dama dama*，Brazza *et al*.，1986)、马鹿(*Cervus elaphus*，Lincoln，1971；Clutton-Brock *et al*.，1982)、海南坡鹿(*Cervus eldi hainanus*，袁喜才等，1988)和麋鹿(*Elaphurus davidianus*，Wemmer *et al*.，1983；李春旺等，2000)。因而蒋志刚(2000)把麋鹿的吼叫行为归于繁殖行为的范畴。麋鹿的婚配制度为一雄多雌制。进入发情期的雄鹿通过吼叫、角装饰(antler adorning)、尿喷洒(urine spraying)和泥浴(wallowing)等吸引雌鹿，这时雄性麋鹿群体中表现出明显的序位等级，并且这种序位等级与年龄有关(Schaller & Hamer，1978；Jiang，1999a)。在雄麋鹿的一生中，典型的等级变换是从单身汉到挑战者，再到群主，最后又成为单身汉。有些雄鹿最终可以成为群主，而有些则一生都不能达到这一最高等级(Jiang，1999a)。进入发情期的麋鹿群体中可见3种序位等级群：①直接占有雌鹿群的优势雄鹿——“群主”；②序位次之的“挑战者”；③序位最低，不能靠近雌鹿群的雄鹿——“单身汉”。在发情期，一头雄鹿会从一个单身汉转为挑战者，然后打败群主和其他挑战者成为新的群主，并且保持这个地位直到被另一个挑战者打败。有的雄鹿在整个发情期内始终保持它的挑战者位置，而有的雄鹿始终是单身汉(Jiang，1999a)。

麋鹿曾经一度处于极危状态，19世纪初麋鹿野生种群在我国东南地区灭绝，当时全世界的麋鹿仅剩18头(曹克清等，1990；Jiang *et al*.，2000)，这一数量明显低于 Franklin(1980)提出的最小有效种群(50个)标准。但是，麋鹿逐步从18头发展到2 000多头，分布在20个国家和地区(蒋志刚等，1997)。吼叫行为在雄鹿的成功繁殖中起什么作用？吼叫行为与序位等级的关系如何？序位等级在保证雄鹿成功繁殖中扮演怎样的角色？带着这些问题，笔者对北京麋鹿苑的麋鹿行为进行了观察，检验以下假说：①雄鹿的吼叫行为与其序位等级相关，吼叫频次高的序位等级也高。②序位等级高的雄鹿交配机会多，序位等级影响雌鹿对雄鹿的选择，雌鹿更倾向于

收稿日期：2001－05－18；修改稿收到日期：2001－07－06
基金项目：国家重点基础研究发展规划项目（G2000046805）；中国科学院创新工程项目（C2999082，KSCX2－1－03）和杰出青年基金资助项目（39725005）
①通讯作者，E-mail：jiangzg@panda.ioz.ac.cn

选择序位高的雄鹿。现将有关结果报道如下。

1 研究地点与实验方法

1.1 研究地点及实验动物

北京麋鹿苑(39°7'N,116°3'E)面积60 hm^2,年平均温度13.1℃,1月平均气温-3.4℃,7月平均气温26.4℃,年均降水量600 mm。1985年在Bedford公爵和WWF的帮助下,从英国乌邦寺引入麋鹿20头,1987年又引入17头(蒋志刚等,2001)。该地的优势植物有牛筋草(*Eleusine indica*)、大画眉草(*Eragrostis cilianensis*)、马唐(*Digitaria sanguinalis*)和狗尾草(*Setaria viridis*)。在夏季和秋季麋鹿取食苑中植物,在春季和冬季则靠人工补饲。2000年夏季麋鹿苑共有麋鹿144头,其中成年雄鹿32头,成年雌鹿58头,1~2龄幼鹿23头,新生幼鹿31头。

1.2 行为观察

2000年7~8月,在围栏内选定12头成体(4~8岁龄)雄鹿作为观察对象,依鹿角的分枝情况、形状来判断和识别雄鹿年龄及个体。每5天取1个观察日,每个观察日观察时间为6:00~18:00。顺次观察记录12头选定的对象,每头鹿观察2 min,12头鹿观察结束后间歇6 min,进入下一轮观察。以目标取样法记录吼叫行为、圈群行为和交配行为的发生频次,同时记录雌鹿对雄鹿圈群行为和交配行为的接受和拒绝情况。用国产SJ-1型事件记录仪记录观察到的各类行为的频次(蒋志刚,1999b)。

1.3 数据处理与统计

用有效值来衡量各个雄鹿圈群行为(或交配行为)的有效性。即:$E=A/T$,其中T代表记录到的雄鹿圈群(或交配)的总频次,A代表被雌鹿接受的频次。用Kolmogorov-Smirnov test检验发现各变量均不是正态分布($P<0.05$),所以采用Kruskal-Wallis H test检验吼叫行为、圈群行为及交配行为频次在不同序位等级雄鹿间差异的显著性。用Kruskal-Wallis H test检验不同序位等级雄鹿圈群行为有效值的差异显著性,而用Mann-Whitney U test检验不同序位等级雄鹿交配行为有效值的差异显著性。统计结果中,行为变量的单位是每头鹿每天观察期间内所发生的行为频次,数值均表示平均值±标准误($M\pm SE$),差异显著性水平为$P<0.05$。

2 结 果

累积观察日11 d,总有效观察时间为105.6 h。依据发情表现,我们把观察的12头雄鹿归为3类:①占有雌鹿群的"群主"4头;②未占有雌鹿群而挑战"群主"的"挑战者"5头;③远离繁殖群的"单身汉"3头。在总有效观察时间内记录到各行为变量的频次为:吼叫行为425次,警戒吼叫行为3次,圈群行为116次,交配行为40次。

2.1 吼叫行为

观察到雄鹿鸣叫行为2种:一种是指向繁殖的吼叫(bellowing),叫声表现为1个长音和1个长的尾音,持续时间大于2.5 s,并常伴随尿喷洒、泥浴、驱赶雄鹿和追逐雌鹿等行为。另一种是指向警戒的警戒吼叫(barking),当雄鹿受到其他物种入侵者的干扰时,如人的活动或狗的侵入,雄鹿长时间注视侵入对象,重复发出间隔数秒的短促吼叫。吼叫行为的发生频次在不同序位等级雄鹿间差异显著(Kruskal-Wallis H检验,$\chi^2=22.91$, $df=2$, $P<0.05$,图1)。"群主"、"挑战者"、"单身汉"的每日繁殖吼叫频次分别为26.28±3.63、17.42±3.99和1.00±0.56。而3次警戒吼叫行为均由"群主"发出。

2.2 圈群行为与交配行为

不同序位等级雄鹿圈群行为的发生频次差异显著,"群主"的圈群频次最高,"单身汉"最低(Kruskal-Wallis H检验,$\chi^2=24.12$, $df=2$, $P<0.05$,图2)。不同序位等级雄鹿交配行为的发生频次差异显著,"群主"的交配频次最高,"挑战者"次之,而在"单身汉"上则没有记录到交配行为(Kruskal-Wallis H检验,$\chi^2=24.45$, $df=2$, $P<0.05$,图2)。

2.3 圈群行为与交配行为的有效值

不同序位等级雄鹿圈群行为的有效值差异显著、"群主"的有效值最大,"挑战者"次之、"单身汉"最小(Kruskal-Wallis H检验,$\chi^2=60.66$, $df=2$, $P<0.05$、表1)。不同序位等级雄鹿交配行为的有效值差异显著,"群主"的有效值比"挑战者"的高(Mann-Whitney U检验,$U=0.00$, $N_1=3$, $N_2=5$, $P<0.05$)。因"单身汉"无交配行为记录,故未参与统计。

3 讨 论

3.1 吼叫行为与序位等级

研究表明,许多有蹄类物种存在着严格的社会等级结构,并且其社会行为的表达与等级结构相关。例如,雄性马鹿个体间的攻击性差异很大(Clutton-

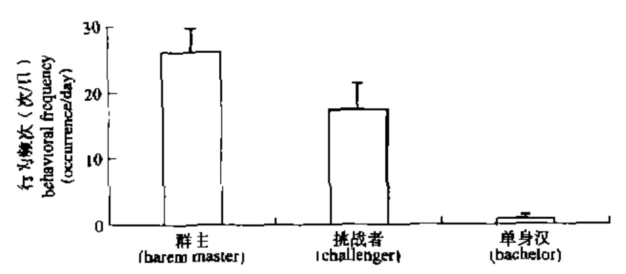


图 1　发情期不同序位雄麋鹿的吼叫频次

Fig.1　Bellowing frequency in Père David's deer stags during rut

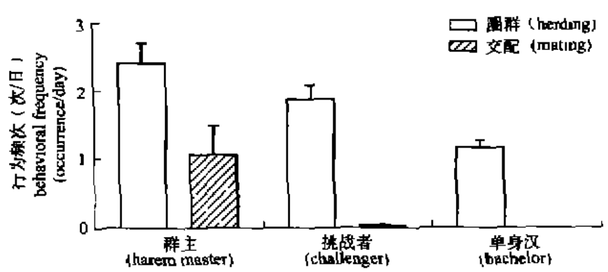


图 2　发情期不同序位雄性麋鹿的圈群行为和交配行为

Fig.2　Frequencies of herding and mating in Père David's deer stags during rut

表 1　雄性麋鹿圈群行为和交配行为的有效性

Table 1　Effectiveness of herding and mating performed by Père David's deer stags

	群主 (harem masters) $n = 3$	挑战者 (challengers) $n = 5$	单身汉 (bachelors) $n = 4$	显著性 (significance) $\alpha = 0.05$
圈群行为频次（occurrence of herding）/T	2.40±0.29	1.86±0.21	1.13±0.13	
被雌鹿接受的频次（accepted by hinds）/A	2.22±0.27	0.31±0.08	0.00±0.00	
圈群的有效值（effectiveness value of herding）（$E = A/T$）	0.90±0.044	0.16±0.05	0	3组间差异显著
交配行为频次（occurrence of mating）/T	1.04±0.43	0.02±0.02	0.00±0.00	
被雌鹿接受的频次（accepted by hinds）/A	1.00±0.40	0.00±0.00	0.00±0.00	
交配的有效值（effectiveness value of mating）（$E = A/T$）	0.98±0.02	0	—	2组间差异显著

Brock *et al*., 1979)，一头雄性马鹿对不同对象的攻击行为不同，对某些个体的攻击频次比对另外一些高(Freeman *et al*., 1992)。雄性黑斑羚(*Aepyceros melampus*)的繁殖活动以及其他一些社会行为与它们的社会等级有关(Bramley & Neaves, 1972; Mooring *et al*., 1996)。

Wemmer(1983)认为圈养麋鹿具有线性优势序列(linear dominance hierarchy)的社群结构，并且序位等级与个体的体型大小及年龄有关。蒋志刚(1999a)发现麋鹿的交配计策与年龄有关，不同年龄段的雄鹿构成不同的社会等级并采取不同的繁殖计策。本次观察发现，雄鹿的吼叫频次在不同序位等级间差异显著，说明雄鹿的吼叫行为与其社会等级有密切关系。我们认为，雄鹿通过吼叫炫耀自己的地位，并向其他雄性个体宣布自己的势力范围。这种炫耀过程可能同时包括腺体标记(preorbital gland marking)、泥浴和喷尿等。对马鹿(Clutton-Brock *et al*., 1982)、麋鹿(Wemmer *et al*., 1983)和海南坡鹿(袁喜才等, 1988)的研究也早就证明了这一点。对黑尾鹿(*Odocoileus hemionus*)的研究发现，雄鹿将额腺和眶下腺分泌物涂于树干上，亚成体雄鹿嗅闻到这些物质就不再做标记(Muller-Schwarze, 1987)，可见与吼叫相同，这种标记行为也在显示雄鹿的等级序位。

3.2　序位等级与成功繁殖

雄性麋鹿的吼叫与其繁殖是密不可分的。雄鹿脱茸变硬3~4周后开始吼叫，标志着麋鹿群体进入发情期(Schaller & Hamer, 1978)。吼叫行为发生频次的季节性变化与粪样睾酮浓度的季节性变化呈显著正相关(李春旺等, 2000; Li *et al*., in press)。吼叫与成功繁殖经过2条途径相互联系：一条是雄鹿通过吼叫展示自己的发情状态，以吸引雌鹿。对黇鹿(Clutton-Brock *et al*., 1988)和马鹿(McComb, 1991)的研究表明雄鹿高频率的吼叫能吸引雌鹿，雌鹿依序位等级选择雄鹿进行交配。我们的结果也印证了这一点。首先，圈群和交配行为频次在不同序位等级雄鹿间差异显著，高序位雄鹿能更多地接触雌鹿。其次，不在同序位等级的雄鹿之间，雌鹿接受圈群和交配行为的比例(有效值)也不同，雌鹿更倾向于接受高序位等级雄鹿的圈群和交配。McElligott *et al*.(1999)进一步证实黇鹿的繁殖成功与雄鹿在鸣叫上花费的时间呈正相关。另一条是雄鹿通过吼叫展示自己的序位等级，向其他雄鹿宣告自己的繁殖领域，警告潜在的竞争者。

吼叫行为在鹿类动物的成功繁殖中扮演着重要角色，其直接结果是给雄鹿带来更多的交配机会，给雌鹿提供了选择配偶的依据；其最终结果使更强

壮的雄鹿参与并成功繁殖，从而提高了进化适合度(evolutionary fitness)。

3.3 警戒吼叫

早期的研究只记录到雌鹿的警戒吼叫行为(Wemmer *et al*., 1983)。本次观察共记录到3次雄性麋鹿的警戒吼叫，但频次不高。1998年我们还在江苏大丰麋鹿保护区观察到8例优势雄鹿发出警戒吼叫的现象。雄鹿的警戒吼叫多发生在有外来物种干扰时，比如观察者涉入，或者狗入侵，这时雄鹿站立不动并发出警戒吼叫。Reby *et al*. (1999) 认为狍的警戒吼叫是一种反捕食行为，对种外入侵者有威慑作用，但没有报警作用。另外在保卫领域时，警戒吼叫有排斥同类其他个体的作用。而雄鹿的领域性不强 (Schaller & Hamer, 1978; 于长青等, 1996)，又是通过直接控制雌鹿群实现一雄多雌婚配的，所以我们推测雄性麋鹿的警戒吼叫是一种反捕食行为或报警行为。

参 考 文 献

Bramley P S, Neaves W B, 1972. The relationship between social status and reproductive activity in male impala (*Aepyceros melampus*)[J]. *J. Reprod. Fert*., **31**: 77 - 81.

Brazza F, Garcia J E, Alvarez F. 1986. Rutting behaviour of fallow deer [J]. *Acta Theriol*., **31**: 467 - 478.

Cao K Q, Qiu L Q, Chen B *et al*, 1990. Chinese Milu [M]. Shanghai: Xueling Press. 1 - 26. [曹克清, 邱莲卿, 陈 彬等, 1990. 中国麋鹿. 上海: 学林出版社. 1 - 26.]

Clutton-Brock T H, Albon S D, Gibson R M *et al*, 1979. The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L) [J]. *Anim. Behav*., **27**: 211 - 225.

Clutton-Brock T H, Guinness F E, Albon S, 1982. Red Deer, Behavior, and Ecology of Two Sexes [M]. Chicago: Chicago University Press.

Clutton-Brock T H, Green D, Hiraiwa-Hasegawa M *et al*, 1988. Passing the buck: resource defence, lek breeding and mate choice in fallow deer [J]. *Behav. Ecol. Sociobiol*., **23**: 281 - 296.

Franklin I A, 1980. Evolutionary changes in small populations [A]. In: Soule M E, Wilcox B A. Conservation Biology: An Evolutionary Ecological Perspective [M]. Sunderland: Sinauer Associations. 135 - 149.

Freeman L C, Freeman S C, Romney A K, 1992. The implications of social structure for dominance hierarchies in red deer (*Cervus elaphus* L) [J]. *Anim. Behav*., **44**: 239 - 245.

Jiang Z G, 1999a. Age-dependent rut strategy in Milu [J]. *Ethology*, **84** (suppl.): 168.

Jiang Z G, 1999b. Real time recording of animal behavior [A]. In: Chinese Zoological Society. Zoological Studies in China [M]. Beijing: Chinese Forestry Publishing House. 702 - 707. [蒋志刚, 1999b. 动物行为的实时记录. 见: 中国动物学会. 中国动物科学研究. 北京: 中国林业出版社. 702 - 707.]

Jiang Z G, 2000. Behavioral coding system of the Père David's deer [J]. *Acta Ther. Sin*., **20**(1): 1 - 12. [蒋志刚, 2000. 麋鹿行为谱及PAE编码系统. 兽类学报, **20**(1): 1 - 12.]

Jiang Z G, Ma K P, Han X G, 1997. Conservation Biology [M]. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Press. 148 - 167. [蒋志刚, 马克平, 韩兴国, 1997. 保护生物学[M]. 杭州: 浙江科学技术出版社. 148 - 167.]

Jiang Z G, Feng Z J, Yu C Q *et al*, 2000. Reintroduction and recovery of Père David's deer in China [J]. *Wildlife Society Bulletin*, **28**(3): 681 - 687.

Jiang Z G, Zhang L Y, Xia J S *et al*, 2001. Density dependent growth and population management strategy for Père David's deer in China [J]. *Acta Zool. Sin*., **47**(1): 53 - 58. [蒋志刚, 张林源, 夏经世等, 2001. 中国麋鹿种群密度制约现象与发展策略. 动物学报, **47**(1): 53 - 58.]

Li C W, Jiang Z G, Jiang G H *et al*, 2001. Seasonal changes of reproductive behavior and fecal steroid concentrations in Pere David's deer [J]. *Hormones and Behavior*, (in press).

Li C W, Jiang Z G, Fang J M *et al*, 2000. Relationship between reproductive behavior and fecal Steroid in Milu (*Elaphurus davidianus*) [J]. *Acta Ther. Sin*., **20**(2): 88 - 100. [李春旺, 蒋志刚, 房继明等, 2000. 麋鹿繁殖行为和粪样激素水平变化的关系. 兽类学报, **20**(2): 88 - 100.]

Lincoln G A, 1971. The seasonal reproductive changes in the red deer stags (*Cervus elaphus*) [J]. *J. Zool*., **163**: 105 - 123.

McComb K E, 1991. Female choice for high roaring rate in red deer, *Cervus elaphus* [J]. *Anim. Behav*., **41**: 79 - 88.

McElligott A G, O'neill K P, Hayden T J, 1999. Cumulative long-term investment in vocalization and mating success of fallow deer bucks, *Dama dama* [J]. *Anim. Behav*., **57**: 1159 - 1167.

Mooring M S, Mckenzie A A, Hart B L, 1996. Role of sex and breeding status in grooming and total tick load of impala [J]. *Behav. Ecol. Sociobio*., **39**: 259 - 266.

Muller-Schwarze D, 1987. Evolution of cervid olfactory communication [A]. In: Wemmer C M. Biology and Management of the Cervidae [M]. Washington: Smithsonian Institute Press. 223 - 234.

Reby D, Cargnelutti B, Hewison A J M, 1999. Contexts and possible functions of barking in roe deer [J]. *Anim. Behav*., **57**: 1121 - 1128.

Schaller G B, Hamer A, 1978. Rutting behavior of Père David's deer (*Elaphurus davidianus*) [J]. *Der. Zool. Garten*., **48**, 1 - 15.

Wemmer C, Collins L R, Beck B B *et al*, 1983. The ethogram [A]. In: Beck B B, Wemmer C. The Biology and Management of an Extinct Species: Pere David's Deer [M]. New Jersey: Noyes Publications. 91 - 125.

Yu C Q, Liang C Q, Lu J *et al*, 1996. The growth and breeding habit of Milu (*Elaphurus davidianus*) in Dafeng Reserve [J]. *Acta Ther. Sin*., **16**(1): 19 - 24. [于长青, 梁崇岐, 陆 军等, 1996. 半自然条件下麋鹿的生长发育与繁殖习性. 兽类学报, **16**(1): 19 - 24.]

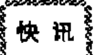
Yuan X C, Lu B W, Li S Y, 1988. Reproductive biology of brow-antlered deer, *Cervus eldi hainanus* [J]. *Acta Theri. Sin*, **8**(2): 89 - 94. [袁喜才, 卢柏威, 李善元, 1988. 海南坡鹿繁殖习性的研究. 兽类学报, **8**(2): 89 - 94.]

Bellowing, Rank-class and Mating Success in Père David's Deer Stags

LI Chun-Wang JIANG Zhi-Gang ZENG Yan
(*Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100080, *China*)

Abstract: We carried out behavioral observations on the Père David's deer (*Elaphurus davidianus*) stags in the Beijing Milu Park to investigate the vocal display and mating success in different social rank-classes during rut. The stags were classified into three rank-classes according to their rutting behavior: "harem master", "challenger" and "bachelor". Bellowing, herding and mating were recorded in 12 stags: 4 harem masters, 5 challengers and 3 bachelors. The effectiveness value (E) were defined, that is $E = A/T$, to assess the effectiveness of herding or mating attempts made by stags (T represents the frequency of herding or mating attempts made by stag and A represents the frequency of herding or mating accepted by hinds). Results exhibited that: ① Frequency of bellowing, herding or mating showed significantly differences among "harem masters", "challengers" and "bachelors" ($P < 0.05$). ② Effectiveness value of herding also differed significantly among "harem masters", "challengers" and "bachelors" ($P < 0.05$). ③ Effectiveness value of mating was significantly different between harem masters and challengers ($P < 0.05$). We conclude that bellowing of Père David's deer stags strongly associates with its rank-class, and rank-class affects the mating success of stag directly. In addition, we recorded another new vocal display pattern in stags—barking, which was only recorded in hinds previously (Wemmer *et al*., 1983).

Key words: *Elaphurus davidianus*; Bellowing; Rank-class; Mating success



三维遗传信息研究的最新进展

中国科学院昆明动物研究所刘次全研究员自1981年提出"三维遗传信息流传递假说"以来，带领研究小组与有关实验室合作，经过艰苦的探索和长期的积累、实验样本集的反复验证，终于在近期获得了重要的实质性突破。反映这项研究的前期工作已在或将在《科学通报》、《America J.Human Genetics》、《THEOCHEM》等刊物上发表。其核心内容主要体现在以下几个方面：

1. 首次建立了以符号（字符串）序列表征的三维结构（二级结构），命名为Liu系统。其意义在于实现了以一维序列表征三维结构的构想。

2. 完成了面向对象的RNA二级结构的多功能图象显示。

3. 首次构建了mRNA-tRNA相互作用的三维空间结构（理论模型）、该模型已被PDB数据库收录。收录号（PDB Entry）分别为：1K7N，1K7O，1K7P，1K7R。

此外，实现了1DUH由一级结构→二级结构→三级结构的模建，PDB收录号为：1ILI。

4. 截止2001年11月11日，基于X-ray和NMR实验结构，成功地找到了RNA链构象与其二级结构模型的完全对应关系，以及mRNA链构象受其发夹结构（或单链结构）强烈影响的事实。进而首次证明了在单个发夹的情况下，在翻译过程中，核糖体上mRNA解折叠后的链构象，通过mRNA-tRNA相互作用，决定着新生肽链的构象。

关于遗传密码问题，一维线性密码（序列—序列），即第一遗传密码已经破译。第二遗传密码（序列—构象）和第三遗传密码（构象—构象）尚未破译。而破译第三遗传密码最关键和最困难的是第一阶段的工作，因此目前的研究进展可能有助于第三遗传密码的破译。

本刊编辑部